

LÍNEAS DE CRECIMIENTO EN EL ESMALTE DENTARIO APLICACIÓN A LOS HOMÍNIDOS DEL PLIO-PLEISTOCENO

Fernando V. Ramírez Rozzi¹

R E S U M E N

El análisis de la microestructura del esmalte lanzó nuevamente el debate sobre el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno. El esmalte dentario presenta dos tipos de líneas de crecimiento con una periodicidad circadiana y circaseptana. La microestructura del esmalte refleja los patrones del desarrollo dentario. El conteo de las líneas de crecimiento permitió obtener el tiempo de formación de las coronas y, en individuos jóvenes, la edad a la muerte. Los patrones del desarrollo dentario han sido determinados a partir del estudio de la microanatomía del esmalte. Los homínidos del Plio-Pleistoceno han presentado un desarrollo dentario propio, caracterizado por un tiempo de formación más corto de la corona de incisivos y premolares.

A B S T R A C T

Enamel microstructure analysis has opened again the discussion about tooth development in Plio-Pleistocene hominids. Two incremental lines are present in enamel, with a circadian and circaseptan periodicity. Enamel microstructure is the result of dental development patterns.

¹ CNRS. Lab. d'Anthropologie. Musée de l'Homme. Paris. France

Counts of incremental lines allowed to estimate the time of crown formation and, in juvenile individuals, the age at death. Some dental development patterns were estimated from enamel microanatomy studies. Plio-Pleistocene hominids have shown their own dental development characterized by a short crown formation time in incisors and premolars.

A fines de la década del 80, el análisis de la formación dentaria en homínidos fósiles recibió un nuevo impulso como consecuencia del desarrollo de una nueva metodología de estudio. Esta metodología se basa en el análisis de la microestructura del esmalte. Si bien este tipo de estudios fue originariamente orientado a determinar la cronología del desarrollo dentario, el reconocer que la microestructura del esmalte refleja los patrones del desarrollo dentario provocó que se abordaran otros aspectos de la formación de los dientes. El análisis de la microanatomía del esmalte presenta la importancia de ser el único medio de estudio que posibilita conocer patrones de crecimiento en fósiles. El objetivo de este trabajo es presentar las relaciones que existen entre las características de la microanatomía del esmalte y los diferentes aspectos del desarrollo dentario así como su aplicación al estudio de los homínidos del Plio-Pleistoceno.

DESARROLLO DENTARIO Y MICROESTRUCTURA DEL ESMALTE

Los ameloblastos son las células secretoras del esmalte. Cada ameloblasto es responsable de la formación de un prisma, unidad estructural del esmalte (Fig. 1). La formación del esmalte comienza en el futuro emplazamiento de las cúspides y prosigue en dos direcciones, la lateral, dada por la secreción continua de los ameloblastos desde la unión del esmalte con la dentina hasta la superficie del esmalte, y la longitudinal, consecuencia de nuevos ameloblastos activos a lo largo de la unión del esmalte con la dentina. El conjunto de ameloblastos activos en un momento dado forma el frente de formación de la matriz del esmalte.

En el interior del esmalte ya formado, dos tipos de líneas son reconocibles, las estriaciones transversales y las estriás de Retzius. Las estriaciones transversales se disponen perpendicularmente al eje del prisma a lo largo de toda su extensión. Se presentan, en el microscopio electrónico de barrido (MEB), como una alternancia de bandas claras y oscuras (Risnes, 1986) y en el microscopio óptico, como constricciones sucesivas (Boyde, 1964; Osborn, 1973). Las estriaciones transversales resultan de una perturbación en la secreción del esmalte por los ameloblastos. Las estriás de Retzius corresponden a la representación en dos dimensiones de planos sucesivos en el interior del esmalte (Risnes, 1985) y resultan de cambios

periódicos en la composición del esmalte y/o en la estructura de los prismas (Gustafson y Gustafson, 1967; Osborn, 1973; Boyde, 1976; Weber y Ashrafi, 1979; Boyde y Martin, 1984; Risnes, 1990). Ellas corresponden a los pasos sucesivos del frente de formación de la matriz del esmalte (Boyde, 1964; Baker, 1972; Shellis y Poole, 1977; Shellis, 1984; Risnes, 1985; Bromage, 1991). De acuerdo a la disposición de las estrías de Retzius (Fig. 1) (Beynon y Wood, 1987), la corona se divide en una parte aposicional, donde las estrías no llegan a la superficie del esmalte, y en una parte imbricacional donde las estrías contactan la superficie y forman suaves depresiones llamadas perikymatas.

Distintos tipos de estudios se han realizado para determinar la naturaleza y el origen de las estriaciones transversales y de las estrías de Retzius. Schour y colaboradores (Schour y Steadman, 1935; Schour y Poncher, 1937; Schour y Hoffman, 1939; Schour y Massler, 1941) inyectaron sustancias fluorescentes a intervalos regulares a niños para conocer la cantidad de esmalte formado por día. La tasa de formación del esmalte es de 4 micrones y corresponde a la distancia que separa las estriaciones transversales. Este trabajo así como estudios posteriores (Boyde, 1964; Kimura, 1978; Shellis, 1984; Dean, 1989; Ramirez Rozzi, 1992) sugieren que las estriaciones transversales se forman cada 24 horas, o sea que éstas presentan una periodicidad circadiana. Las estrías de Retzius se forman aproximadamente cada 7 estriaciones transversales, con una variación entre 6 y 9 (Kimura, 1978; Dean, 1989; Ramirez Rozzi, 1992). El número de estriaciones transversales entre dos estrías de Retzius sucesivas es constante para el mismo individuo. Las estriaciones transversales y las estrías de Retzius corresponden por lo tanto a líneas de crecimiento en el interior del esmalte. El conteo de las estriaciones transversales de un prisma permite conocer el tiempo de formación del mismo. El conteo de las estrías de Retzius permite calcular el tiempo de formación de la corona dentaria.

Las estriaciones transversales y las estrías de Retzius posibilitan obtener, además, otros datos sobre el desarrollo dentario. La longitud de un prisma dividida por el tiempo de formación corresponde a la tasa media de aposición del esmalte. La distancia entre dos estrías de Retzius a lo largo de la unión del esmalte con la dentina da una estimación de la tasa de diferenciación de los ameloblastos. La inclinación con la cual las estrías contactan la unión del esmalte con la dentina permite también obtener una estimación de la tasa de diferenciación de los ameloblastos (Shellis, 1984; Ramirez Rozzi, 1992; 1994a). Tanto más cerrado es el ángulo cuanto mayor fue la velocidad de avance del frente de formación de la matriz y por lo tanto mayor fue la tasa de diferenciación celular. La forma de las estrías de Retzius indica la forma del frente de formación de la matriz del esmalte y la

longitud de las estrías ofrece una estimación del número de ameloblastos activos en un momento dado. El porcentaje de tiempo de formación comprendido por la parte aposicional de la corona da una estimación del tipo de actividad de los ameloblastos. Si la parte aposicional comprende un alto porcentaje del tiempo de formación, los ameloblastos cercanos al cuello del diente han estado activos al mismo momento que los primeros ameloblastos (los ubicados en las cúspides). En este caso se puede decir que los ameloblastos actuaron en conjunto. Al contrario, si la parte aposicional comprende un bajo porcentaje del tiempo de formación, los ameloblastos cervicales fueron activos cuando los primeros habían cesado ya su actividad. En este caso los ameloblastos actuaron como grupos sucesivos.

EDAD A LA MUERTE DE LOS HOMÍNIDOS DEL PLIO-PLEISTOCENO

Los primeros trabajos sobre la microestructura del esmalte de los homínidos fósiles fueron orientados a determinar la edad a la muerte de los individuos (Bromage y Dean, 1985; Dean et al., 1986; Stringer et al., 1990). La metodología consistía en: a) efectuar el conteo de las estrías de Retzius desde el diente cuya formación comienza en un momento cercano al nacimiento (el primer molar o el primer incisivo), b) identificar la misma estría en dientes distintos para poder continuar el conteo en dientes cuya formación se realiza posteriormente y c) terminar el conteo en el diente que se estaba formando o acababa de ser formado en el momento de la muerte (Boyde, 1963). Esta metodología puede ser aplicada solamente a individuos jóvenes que no han terminado aún la formación dentaria y presenta el inconveniente, en cuanto a fósiles se refiere, que requiere seccionar los dientes para llevar a cabo el conteo de las estrías de Retzius.

Los incisivos comienzan su formación un poco después del nacimiento y su corona está constituida casi exclusivamente por la parte imbricacional. Bromage y Dean (1985) efectuaron el conteo de las perikymatas de incisivos cuya corona acababa de ser formada en 8 homínidos provenientes de Laetoli (Tanzania), East Turkana (Kenia), Sterkfontein y Swartkrans (Africa del Sur). Para el estudio, los incisivos fueron moldeados y analizados en el MEB. Al tiempo obtenido a partir del conteo de perikymatas le adicionaron, tomando los datos del hombre actual, el tiempo comprendido por la parte aposicional, el tiempo transcurrido entre el nacimiento y el comienzo de la formación de la corona y, cuando fue necesario, el tiempo de formación de la raíz. Bromage y Dean (1985) sugirieron que la edad a la muerte era cercana a los 3 años, excepto para KNM-ER820 (5,3 años). Dean et al. (1993a) determinaron la edad a la muerte del espécimen SK 63 de Swartkrans. El tiempo de formación del canino ha sido determinado a partir del análisis directo

de las estriaciones transversales y de las estrías de Retzius, evitando de esta manera el conteo de perikymatas, método criticado por algunos (Mann et al., 1990a, b, c; 1991). El tiempo transcurrido entre el nacimiento y el comienzo de formación del diente fue tomado de datos de los hominoideos actuales (Dean et al., 1993a). Los resultados indicaron una edad de alrededor de 4 años en el momento de la muerte de SK 63.

En estos trabajos, el estudio de la microestructura del esmalte era un medio para estimar la edad a la muerte de los individuos. El objetivo era determinar la cronología del desarrollo dentario en los homínidos del Plio-Pleistoceno.

DESARROLLO DENTARIO EN LOS HOMÍNIDOS DEL PLIO-PLEISTOCENO

Desde el descubrimiento del primer australopitecino, el estudio del desarrollo dentario adquirió un lugar importante en la paleoantropología, ya que se pensaba obtener la edad del individuo al momento de su muerte a partir del grado de desarrollo de la dentición. Pero desde el primer momento no hubo acuerdo a que grupo de primates debían ser comparados los homínidos del Plio-Pleistoceno. El primer molar acaba de hacer erupción en el niño de Taung, por lo tanto se le atribuyó una edad de 6 o 3 años, de acuerdo a si se lo comparaba al hombre actual (Dart, 1925) o al chimpancé (Bolk, 1926). La discusión sobre si el desarrollo de los homínidos fósiles era semejante al del hombre actual o al de los monos antropoideos continuó hasta décadas recientes.

A partir del estudio de la microestructura del esmalte dentario, la problemática sobre el desarrollo dentario en los homínidos del Plio-Pleistoceno se abordó de forma opuesta. La cronología del desarrollo dentario se estimó a partir de la edad a la muerte de los individuos determinada gracias a las líneas de crecimiento en el esmalte dentario. La edad atribuida a los fósiles analizados por Bromage y Dean (1985) y Dean et al. (1993a) sugiere que la cronología del desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno era semejante a la de los monos antropoideos actuales (Bromage y Dean, 1985; Dean et al., 1993a).

Mann y colaboradores (Mann et al., 1990a, b, c; 1991) criticaron estos resultados a partir de varios aspectos que luego se revelaron infundados (Ramirez Rozzi, 1994b). Los resultados obtenidos a partir del estudio de la microestructura del esmalte eran opuestos a los que habían prevalecido hasta ese momento. Mann (1975) había analizado la secuencia de erupción de los dientes en homínidos del Plio-Pleistoceno de Africa del Sur a partir de radiografías. Propuso que la secuencia de erupción de los dientes era similar a la del hombre moderno y concluyó que el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno era semejante al del

hombre actual. Sin embargo, las sugerencias de Mann fueron relativizadas ya que éste había analizado solamente los especímenes robustos de australopitecinos, los cuales presentan una serie de características del desarrollo dentario que han evolucionado en paralelo con las del hombre moderno (Dean, 1985; 1987a, b). La extrapolación de los resultados a los australopitecinos gráciles (Mann, 1975) no es por lo tanto válida. De hecho, Smith (1986, 1989, 1991) y Conroy y Vannier (1987, 1988, 1991a, b) han propuesto, a partir de la comparación de la secuencia de erupción de los dientes en el hombre actual, en pánidos y en homínidos fósiles que la secuencia de erupción en australopitecinos gráciles y en los primeros *Homo* era más parecida a la de los monos antropoideos que a la del hombre moderno. La variación de la secuencia de erupción en el hombre moderno comprende secuencias de erupción más semejantes a la de los monos antropoideos que la de los australopitecinos gráciles (Mann et al., 1987; Mann, 1988). Mann sugirió también que la edad media de erupción de un diente presenta una fuerte variación. Estas observaciones fueron descartadas por Smith (1987) para quien la opinión de Mann y colaboradores está fundada en trabajos inapropiados sobre el desarrollo dentario en hombres actuales. La variación en la edad media de erupción de los dientes refleja más bien problemas metodológicos que variación en el hombre actual (Smith, 1987).

Por lo tanto, la hipótesis sugerida a partir de los estudios de la microestructura del esmalte dentario que dice que los homínidos del Plio-Pleistoceno presentaban un desarrollo dentario semejante al de los monos antropoideos actuales (Bromage y Dean, 1985; Dean et al., 1993a) es confirmada por estudios posteriores sobre la secuencia de erupción dentaria.

TIEMPO DE FORMACIÓN DE LA CORONA DENTARIA EN HOMÍNIDOS DEL PLIO-PLEISTOCENO

Los trabajos destinados a conocer el desarrollo dentario permitieron conocer el tiempo de formación de los incisivos y caninos. Bromage y Dean (1985) determinaron un tiempo de formación de entre 1,7 y 3,1 años, con una media de alrededor 2,33 años para la corona de los incisivos de los homínidos del Plio-Pleistoceno, o sea un tiempo de formación más corto que en los hominoideos actuales. Mann et al. (1990a, b, c; 1991) argumentaron que la técnica de moldeo empleada por Bromage y Dean (1985) para contar las perikymatas era errónea y que había conducido a un resultado falso. Mann et al. (1990c) sostienen, además, que algunas estrías de Retzius de la parte imbricacional pueden no manifestarse como perikymatas. Esta última observación fue refutada en varios trabajos que muestran que todas las estrías de la parte imbricacional contactan la superficie del esmalte (Risnes, 1985;

Dean, 1987a, b; Ramirez Rozzi, 1992, 1994a). Beynon y Reid (1987) compararon el número de perikymatas y el número de estrías de Retzius en una serie de dientes seccionados del hombre actual. La diferencia entre los dos conteos puede llegar a ser de 20 líneas lo que puede resultar de un error en el conteo. Ramirez Rozzi (1992) efectuó el conteo de las estrías de Retzius en un incisivo de un homínido del Plio-Pleistoceno proveniente del yacimiento del Omo (Etiopía). La corona de este incisivo se formó en 2,5 años, resultado que confirma los obtenidos por Bromage y Dean (1985).

El análisis de las líneas de crecimiento se efectuó también para conocer el tiempo de formación de la corona de premolares y molares. Beynon y Dean (1987) efectuaron el conteo de las estriaciones transversales de la parte aposicional y estimaron el número de estrías de Retzius de la parte imbricacional para calcular el tiempo de formación de un premolar roto de East Turkana atribuido a *Australopithecus boisei*. El tiempo de formación de 2,4 años condujo a los autores a sugerir una molarización de los premolares en *A. boisei*. El tiempo de formación de dos premolares de Laetoli fue calculado a partir del conteo de las perikymatas más el tiempo de formación de la parte aposicional del hombre actual (Beynon y Dean, 1988). Beynon y Dean (1988) obtuvieron un resultado de 2,78 y 3,12 años para estos premolares. Beynon y Wood (1987) calcularon el tiempo de formación de molares de Olduvai (Tanzania) y East Turkana. La corona de los molares de los primeros *Homo* se formó entre 2,42 y 2,62 años y de *A. boisei* entre 2,12 y 2,59 años (Beynon y Wood, 1987). Todos estos resultados fueron obtenidos por métodos indirectos, es decir que no se efectuó el conteo de las líneas de crecimiento y además, se utilizaron factores de corrección basados en datos del hombre actual (Ramirez Rozzi, 1992, 1993a).

Calcular el tiempo de formación de la corona requiere una especial atención en cuanto al lugar donde se efectúa el conteo de las líneas de crecimiento. La formación de la corona comienza en las futuras cúspides y termina, en los homínidos del Plio-Pleistoceno, en la parte distal del diente (Ramirez Rozzi, 1992). Todo análisis que no tenga en cuenta el emplazamiento del esmalte analizado con respecto a estas partes del diente conduce a una subestimación del tiempo de formación. El análisis de 21 premolares y 45 molares rotos del sitio Omo fue efectuado teniendo en cuenta esta observación (Ramirez Rozzi, 1992, 1993a, 1994b). El tiempo de formación fue obtenido a partir del conteo directo de todas las estrías de Retzius, tanto de la parte aposicional como de la parte imbricacional. Esto evitó hacer uso de datos así como de factores de corrección obtenidos en los hominoideos actuales. El tiempo de formación medio de la corona de los premolares fue de 2,5 años con una variación entre 1,8 y 3,1 años. La corona de los molares tomó un tiempo medio de 2,6 años en formarse con una variación entre 1,8 y 3,4 años. Estos resultados coinciden con

aquellos de trabajos previos, sobre todo si éstos son recalculados teniendo en cuenta la ubicación del esmalte analizado y sin tomar datos de hominoideos actuales. La comparación con el tiempo de formación de la corona de premolares y molares del hombre actual y de los monos antropoideos (Tabla 1) muestra que el tiempo de formación de la corona de los molares de los homínidos del Plio-Pleistoceno era similar al del hombre actual y al del chimpancé, mientras que el tiempo de formación de la corona de los premolares es más corto que el de los hominoideos actuales.

En conclusión, el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno se caracteriza por un tiempo de formación de la corona de los molares igual que al del hombre moderno y al del chimpancé y un tiempo de formación de la corona de los premolares e incisivos más corto que el de los hominoideos actuales.

ASPECTOS DEL DESARROLLO DENTARIO DE LOS HOMÍNIDOS DEL PLIO-PLEISTOCENO

El análisis de las líneas de crecimiento permite hacer inferencias sobre varios aspectos del desarrollo dentario más allá del tiempo de formación. Muchos aspectos del desarrollo dentario fueron analizados con miras a conocer diferencias entre las distintas especies de homínidos del Plio-Pleistoceno. Dean (1987b) comparó la distancia de las perikymatas en la superficie de los incisivos de australopitecinos gráciles, de *A. boisei* y de *A. robustus*. La distancia entre las perikymatas se reduce cervicalmente en los incisivos de los australopitecinos gráciles, mientras que en *A. robustus*, la distancia disminuye mucho menos y en *A. boisei*, las perikymatas cervicales presentan casi la misma separación que las oclusales. La tasa de diferenciación de los ameloblastos fue por lo tanto casi siempre la misma en *A. boisei* mientras que en *A. robustus* se redujo un poco cervicalmente y, en los australopitecinos gráciles, la tasa disminuyó drásticamente durante la formación de la corona (Dean, 1987b). Sin embargo, la diferencia en la distancia entre las perikymatas podría estar influenciada por el recorrido de las estrías de Retzius y la forma de la superficie del esmalte (Ramirez Rozzi, 1992). Su relación directa con la tasa de diferenciación no ha sido por el momento demostrada.

El ángulo entre las estrías y la unión del esmalte con la dentina así como la importancia de la parte aposicional en la cara lateral del diente fueron comparadas entre dientes de *A. boisei*, primeros *Homo* y hombre moderno (Beynon y Wood, 1987). Los ángulos son más agudos en *A. boisei* que en *Homo* indicando una tasa de diferenciación más elevada. En *A. boisei*, la parte aposicional comprende alrededor del 90% de la cara lateral mientras que en *Homo*, esta corresponde al 75%. Grine y Martin (1988) vieron una diferencia semejante en el área comprendida por la parte aposicional entre los dientes de australopitecinos gráciles y robustos de

Africa del Sur y del Este. Según Ramírez Rozzi (1993b), la parte aposicional en *A. boisei* es menos importante que en *A. aethiopicus*. La corona de los molares de *A. aethiopicus* estaría formada principalmente por la parte aposicional mientras que en *A. boisei*, la parte imbricacional sería mucho más importante. Para este autor, la parte aposicional en los dientes de *A. boisei* no estaría tan desarrollada como lo sugieren Beynon y Wood (1987). Otra diferencia entre *A. aethiopicus* y *A. boisei* consiste en la forma de las estrías, éstas son muy cóncavas en *A. aethiopicus* y tienen una forma de boomerang en *A. boisei* (Ramírez Rozzi, 1993b). Por lo tanto, en *A. aethiopicus*, los ameloblastos fueron activos como un grupo y en *A. boisei*, los ameloblastos actuaron como pocos grupos sucesivos, mientras que en los primeros *Homo* y en los australopitecinos gráciles, los ameloblastos fueron activos en grupos sucesivos.

Recientemente, el análisis de la microestructura del esmalte fue orientado a comparar la formación dentaria de premolares con la de los molares de los homínidos del Plio-Pleistoceno (Ramírez Rozzi, 1992, 1993c, d). Este estudio sugiere que la formación de los premolares se diferencia de la de los molares en el porcentaje de formación comprendido por la parte imbricacional, en la altura de la dentina y en la tasa de diferenciación de los ameloblastos. Por el contrario, el tiempo de formación de la corona de los premolares fue similar al de los molares y la mayoría de los aspectos del desarrollo no son significativamente diferentes, como por ejemplo el tiempo de formación de la parte imbricacional, el tiempo de formación de la parte aposicional, el espesor lateral del esmalte, la tasa de aposición de los ameloblastos, la altura de las partes de la corona y el porcentaje de la altura de la parte aposicional comprendido en la altura de la dentina. No se observan tampoco diferencias entre premolares y molares en la modificación de la tasa de diferenciación durante la formación de la corona, ni en el entrecruzamiento e inclinación de los prismas, ni en la forma de las estrías de Retzius. Los procesos de formación de la corona de los premolares parecen haber sido bastante parecidos a los de la formación de los molares en los homínidos del Plio-Pleistoceno.

Los dientes provenientes del Omo comprenden un período que va de 3,36 a 2,1 millones de años. La separación de los dientes según los tiempos geológicos sucesivos en que se divide la formación Shugunra (de Henzelin, 1983) permitió analizar las modificaciones de la formación dentaria en función del tiempo. Las características que cambian a través del tiempo son las que expresan el desarrollo lateral del esmalte: el espesor lateral y el número de estrías de la parte aposicional (Ramírez Rozzi, 1993e). Un esmalte más espeso a partir de 2,34 millones de años y un aumento en el tiempo de formación de la parte aposicional indican un desarrollo más importante de la misma. Una alimentación que incluya elementos abrasivos,

como es la que se da en un ambiente de estepa, puede haber sido el factor selectivo para un mayor desarrollo de la parte aposicional. Los análisis paleoclimatológicos así como paleontológicos y palinológicos del período que va de 3 a 2 millones de años sugieren una modificación del medio ambiente en Africa del Este (Coppens, 1975a, b, 1989; Coppens et al., 1976). De un paisaje arbóreo y húmedo se pasó a otro de estepa y seco. La modificación en el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno responde por lo tanto a la modificación climática que hubo en Africa del Este entre los 3 y los 2 millones de años. La microestructura del esmalte puede ser empleada, entonces a su vez, como factor indicador de las modificaciones del medio ambiente.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Los trabajos sobre la secuencia de erupción dentaria y los resultados sobre la edad a la muerte sugieren que el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno era semejante al de los monos antropoideos actuales (Bromage y Dean, 1985; Smith, 1986, 1989, 1991; Beynon y Wood, 1987; Conroy y Vannier, 1987, 1988, 1991a, b; Beynon y Dean, 1988; Dean et al, 1993a). Sin embargo, los análisis del tiempo de formación de la corona de los dientes indican que, mientras que el tiempo de formación de la corona de los molares es igual al del hombre moderno y al del chimpancé, el tiempo de formación de la corona de los incisivos y de los premolares es mucho más corto en los homínidos del Plio-Pleistoceno que en los hominoideos actuales (Bromage y Dean, 1985; Ramirez Rozzi, 1992, 1993a). La relación del tiempo de formación con la secuencia de erupción así como la relación entre la forma del diente y los procesos histológicos permitirán determinar el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno. Por el momento, los resultados indican que, si bien la secuencia de erupción es similar a la de los monos antropoideos actuales, los homínidos del Plio-Pleistoceno presentaban un desarrollo dentario propio, caracterizado por un corto tiempo de formación de la corona en incisivos y premolares.

Las diferencias entre las distintas especies se basan en estudios de pocos individuos y reconocen implícitamente una atribución taxonómica efectuada según otras características, atribución taxonómica que debe ser totalmente revisada a la luz de los últimos descubrimientos e interpretaciones. Además, fuera del tiempo de formación de las coronas, que ha sido obtenido principalmente por estudios radiográficos en los hominoideos actuales, los aspectos del desarrollo dentario estudiados a partir del análisis de la microestructura del esmalte no son conocidos ni el en hombre actual ni en los monos antropoideos. Por lo tanto, el valor

taxonómico probable que estas características puedan tener es por ahora hipotético y las diferencias observadas entre dientes atribuidos a especies distintas pueden estar comprendidas en la variación intraespecífica.

La falta de datos para los hominoideos actuales restringe también la interpretación de la comparación entre la formación de premolares y molares. La fuerte similitud entre la formación de los dos tipos dentarios puede ser común para todos los hominoideos o tal vez exclusiva de los homínidos de Plio-Pleistoceno.

El análisis de la microestructura del esmalte así como de la dentina está siendo llevado a cabo en dientes de hominoideos actuales (Beynon et al., 1991a; b; Dean et al., 1993b). Resultados preliminares obtenidos por Beynon y Ramírez Rozzi, indicarían que la variación de la microanatomía del esmalte es muy restringida en cada especie de monos antropoides, mientras que en el hombre moderno, ella sería mucho más amplia. Estos trabajos jugarían un rol muy importante para determinar si alguna característica de la microanatomía del esmalte tiene valor taxonómico y para caracterizar el desarrollo dentario de los homínidos del Plio-Pleistoceno.

Los análisis de la microestructura del esmalte permitieron obtener datos sobre varios aspectos de los homínidos del Plio-Pleistoceno que habían sido vedados hasta el momento, como por ejemplo desde la edad a la muerte de los individuos hasta la influencia de las modificaciones del medio ambiente en los procesos de formación de la corona dentaria. Pero tal vez el aspecto más importante de este tipo de estudio es que permite abordar, por primera vez, en forma directa, los procesos ontogenéticos en fósiles.

Uno de los mecanismos responsables de la evolución es la modificación de la regulación genética. Esta produce cambios en la tasa de desarrollo o en el tiempo de formación de una característica, o sea que es causa de procesos alocrónicos. El estudio comparativo de la microanatomía del esmalte y por lo tanto, del desarrollo dentario en homínidos fósiles, hará posible conocer procesos alocrónicos en formas extinguidas y esbozar en cierta forma su evolución.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer al Dr. H. M. Pucciarelli por haberme invitado a participar en el Congreso. Mis agradecimientos van también al Lic. G. Barrientos por haber tenido la amabilidad de leer mi comunicación.

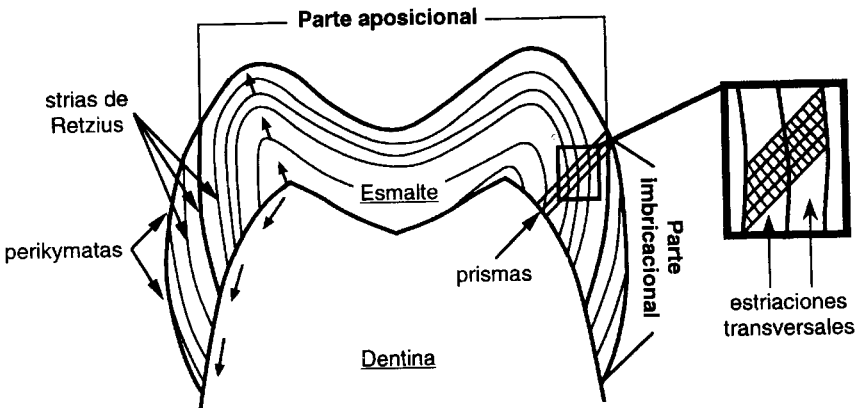
Tabla 1

Tiempo de formación de las coronas de los dientes (años) de los homínidos del Plio-Pleistoceno, del hombre actual y de los monos antropoideos

	Homo s.s. ^a	Pan ^b	Pongo ^c	Gorilla ^c	Homínidos del ^d Plio-Pleistoceno
Premolares	3,30	3,55	5,20	4,15	2,54
Molares	2,55	2,66	3,08	2,98	2,56
$\frac{T \text{ fm } M}{T \text{ fm } P}$	0,77	0,75	0,60	0,72	1,01

- ^a Moorrees et al (1963)
- ^b Anemone et al (1991)
- ^c Beynon et al (1991a)
- ^d Ramirez Rozzi (1992)

Figura 1
Representación esquemática de la sección de un molar mostrando las líneas de crecimiento en el esmalte.



Las estriaciones transversales, producidas por un ritmo circadiano se disponen perpendicularmente al eje de los prismas. Entre dos estrias de Retzius, el intervalo más común es el de 7 estriaciones. La primer estría que contacta la superficie del esmalte es tomada como límite entre la parte aposicional y la parte imbricacional. Las flechas indican las dos direcciones de la formación del esmalte.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Anemone RL, Watts ES, Swindler DR (1991) Dental development of known age chimpanzees, *Pan troglodytes* (Primates, Pongidae). *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:229-241.
- Baker KL (1972) The fluorescent, microradiographic microhardness and specific gravity properties of tetracycline-affected human enamel and dentin. *Archs. Oral Biol.* 17:525-536.
- Beynon AD, Dean MC (1987) Crown-formation time of a fossil hominid premolar tooth. *Archs. oral Biol.* 32:773-780.
- Beynon AD, Dean MC (1988) Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature* 335:509-514.
- Beynon AD, Reid DJ (1987) Relationships between perikymata counts and crown formation times in the human permanent dentition. *J. Dent. Res.* 66:889.
- Beynon AD, Wood BA (1987) Patterns and rates of molar crown formation times in east african fossil hominids. *Nature* 326:493-496.
- Beynon AD, Dean MC, Reid DJ (1991a) Histological study on the chronology of the developing dentition in Gorilla and Orangutan. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:189-203.
- Beynon AD, Dean MC, Reid DJ (1991b) On thick and thin enamel in hominoids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:295-309.
- Bolk L (1926) On the problem of anthropogenesis. *Proc. Sec. Sci. Kon. Akad. Wetens. Amsterdam.* 29:465-475.
- Boyde A (1963) Estimation of age at death of young human skeletal remains from incremental lines in dental enamel. Third International Meeting in Forensic Immunology, Medicine Pathology and Toxicology, London, 16-24. Plenary session 11A.
- Boyde A (1964) The structure and development of mammalian enamel. Ph.D. Thesis, University of London.
- Boyde A (1976) Amelogenesis and the development of teeth. En: B Cohen, IRH Kramer (eds.): *Scientific Foundations of Dentistry*. London: Heinemann.
- Boyde A, Martin LB (1984) The microstructure of primate dental enamel. En: DJ Chivers, BA Wood, A Bilsborough (eds.): *Food acquisition and processing in Primates*. New York: Plenum Press, pp.341-367.
- Bromage TG (1991) Enamel incremental periodicity in the Pig-Tailed Macaque: a polychrome fluorescent labeling study of dental hard tissues. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:205-214.

Bromage TG, Dean MC (1985) Re-evaluation of the age at death of Plio-Pleistocene fossil hominids. *Nature* 317:525-528.

Conroy GC, Vannier MW (1987) Dental development of the Taung skull from computerized tomography. *Nature* 329:625-627.

Conroy GC, Vannier MW (1988) The nature of Taung dental maturation continued. *Nature* 333:808.

Conroy GC, Vannier MW (1991a) Dental development in South African australopithecines. Part I: problems of pattern and chronology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:121-136.

Conroy GC, Vannier MW (1991b) Dental development in South African australopithecines. Part II: dental stage assessment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:137-156.

Coppens Y (1975a) Evolution des mammifères, de leurs fréquences et de leurs associations, au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Ethiopie. *C. R. Acad. Sci. Paris* 281:1571-1574.

Coppens Y (1975b) Evolution des hominidés et leur environnement au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Ethiopie. *C. R. Acad. Sci. Paris* 281:1693-1696.

Coppens Y (1989) Hominid evolution and the evolution of the environment. *Ossa* 14:157-163.

Coppens Y, Howell FC, Isaac GL, Leakey RE (1976) Earliest man and environments in the lake Rudolf basin. Chicago: University of Chicago Press.

Dart RA (1925) *Australopithecus africanus*: the man, ape of South Africa. *Nature* 115:195-199.

Dean MC (1985) The eruption pattern of the permanent incisors and first molars in *Australopithecus (Paranthropus) robustus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 67:251-257.

Dean MC (1987a) Growth layers and incremental markings in hard tissues; a review of the literature and some preliminary observations amount enamel structure in *Paranthropus boisei*. *J. Hum. Evol.* 16:157-172.

Dean MC (1987b) The dental developmental status of six East African fossil hominids. *J. Hum. Evol.* 16:197-213.

Dean MC (1989) The developing dentition and tooth structure in hominids. *Folia primatol.* 53:160-176.

Dean MC, Beynon AD, Thackeray JF, Macho GA (1993a) Histological reconstruction of dental development and age at death of a juvenile *Paranthropus robustus* specimen, SK 63, from Swartkrans, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 91:401-419.

Dean MC, Beynon AD, Reid DJ, Whittaker DK (1993b) A longitudinal study

of tooth growth in a single individual based on long- and short- period incremental markings in dentine and enamel. *Internat. J. Osteoarch.* 3:249-264.

Dean MC, Stringer CB, Bromage TG (1986) A new age death for the Neanderthal child from Devil's Tower, Gibraltar and the implications for studies of general growth and development in Neanderthals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 70:301-309.

de Heinzelin J (1983) *The Omo Group*. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique. *Ann. Série in 8. Sci. Géol.* 85:365.

Grine FE, Martin LB (1988) Enamel thickness and development in *Australopithecus* and *Paranthropus*. En: FE Grine (ed.): *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*. New York: Aldine de Gruyter, pp.3-42.

Gustafson G, Gustafson AG (1967) Microanatomy and histochemistry of enamel. En: AEW Miles (ed.): *Structural and chemical organization of the teeth*, vol.2. New York: Academic Press, pp.75-134.

Kimura M (1978) A bibliography of age determination of mammals (with special emphasis on the cetacea). National Oceanic and Atmospheric Administration National Marine Fisheries Service, La Jolla, California.

Mann AE (1975) *Paleodemographic aspects of the South African australopithecines*. Philadelphia: University of Pennsylvania.

Mann AE (1988) The nature of Taung dental maturation. *Nature* 333:123.

Mann AE, Lampl M, Monge J (1987) Maturational patterns in early hominids. *Nature* 328:673-674.

Mann A, Lampl M, Monge J (1990a) Décomptes de périkymaties chez les enfants néandertaliens de Krapina. *Bull. et Mém. Soc. Anthrop. Paris* 2(2), n.série: 213-220.

Mann A, Lampl M, Monge J (1990b) Patterns of ontogeny in human evolution: evidence from dental development. *Yearbook Phys. Anthropol.* 33:11-150.

Mann A, Monge J, Lampl M (1990c) Dental caution. *Nature* 348:202.

Mann A, Monge J, Lampl M (1991) Investigation into the relationship between perikymata counts and crown formation times. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86:175-188.

Moorrees CFA, Fanning EA, Hunt EE (1963) Age variation of formation for ten permanent teeth. *J. Dent. Res.* 42: 1490-1502

Osborn JW (1973) Variations in structure and development of enamel. *Oral Sci. Rev.* 3:3-83.

Ramirez Rozzi FV (1992) Le développement dentaire des hominidés du Pliopléistocène de l'Omo, Ethiopie. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Ramirez Rozzi FV (1993a) Aspects de la chronologie du développement dentaire des hominidés plio-pléistocènes de l'Omo, Ethiopie. C. R. Acad. Sc. Paris 316:1155-1162.

Ramirez Rozzi FV (1993b) Teeth development in East African Paranthropus. J. Hum. Evol. 24:429-454.

Ramirez Rozzi FV (1993c) Aspects du développement dentaire et leur contribution à la connaissance de la croissance chez les hominidés plio-pléistocènes. Annales Fond. Fyssen 8:59-67.

Ramirez Rozzi FV (1993d) Le développement dentaire des hominidés plio-pléistocènes. Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris n.s. 5:131-142.

Ramirez Rozzi FV (1993e) Modifications du développement dentaire des hominidés au cours du Plio-Pléistocène. C. R. Acad. Sc. Paris 317, série II:1249-1254.

Ramirez Rozzi FV (1994a) Enamel growth markers of Hominid dentition. Mic. Anal. July:21-23.

Ramirez Rozzi FV (1994b) Time of formation in Plio-Pleistocene Hominids teeth. En: J Moggi-Cecchi (ed.): 9th International Symposium on Dental Morphology, (en prensa).

Risnes S (1985) A scanning electron microscopy study of the three dimensional extent of Retzius lines in human dental enamel. Scand. J. Dent. Res. 93:145-152.

Risnes S (1986) Enamel apposition rate and prism periodicity in human teeth. Scand. J. Dent. Res. 94:394-404.

Risnes S (1990) Structural characteristics of staircase-type Retzius lines in human dental enamel analyzed by scanning electron microscopy. Anat. Rec. 226:135-146.

Schour I, Hoffman MM (1939) The rate of apposition of enamel and dentin in man and others animals. J. Dent. Res. 18:161-165.

Schour I, Massler M (1941) The development of the human dentition. J. Am. Dent. Assoc. 28:1153-1160.

Schour I, Poncher HC (1937) The rate of apposition of human enamel and dentin as measured by the effects of accute fluorosis. Am. Assoc. Dis. Child. 54:757-776.

Schour I, Steadman SR (1935) The growth pattern and daily rhythm of the incisor of the rat. Anat. Rec. 63:325-332.

Shellis RP (1984) Variations in growth of the enamel crown in human teeth and a possible relationship between growth and enamel structure. Archs. oral Biol. 29:697-705.

Shellis RP, Poole DFG (1977) The calcified dental tissues of primates. En: LB Lavelle, RP Shellis, DFG Poole (eds.): Evolutionary changes to the primate skull and dentition. Illinois: Thomas, pp.197-279.

Smith BH (1986) Dental development in *Australopithecus* and early *Homo*. *Nature* 323:327-330.

Smith BH (1987) Reply to Mann et al. *Nature* 328:674-675.

Smith BH (1989) Growth and development and its significance for early hominid behavior. *Ossa* 14:63-96.

Smith BH (1991) Standard of human tooth formation and dental age assessment. En: MA Kelley, CS Larsen (eds.): *Advances in Dental Anthropology*. New York. Willey-Liss, Inc., pp.143-168.

Stringer CB, Dean MC, Martin RD (1990) A comparative study of cranial and dental development within a recent British sample and among Neanderthals. En: DeRousseau (ed.): *Primate life history and evolution*. New York: Willey-Liss, Inc., pp.115-152.

Weber DF, Ashrafi SH (1979) Structure of Retzius lines in partially demineralized enamel. *Anat. Rec.* 194:563-570.